

## ТАКСОНСПЕЦИФИЧНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПЫЛЬНИКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ROSACEAE*

Яндовка Л.Ф.

ФГБОУ ВО «Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена», С.-Петербург, e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

Изучены особенности строения стенки микроспорангия пыльника у представителей разных триб подсемейств *Spiraeoideae* и *Rosoideae* семейства *Rosaceae*. Число слоев стенки микроспорангия у видов *Rosaceae* постоянное (эпидерма, эндотеций, средний слой и тапетум). Однако, такие признаки, как форма и размеры клеток каждого слоя, число рядов клеток среднего слоя, наличие или отсутствие фиброзных утолщений в клетках эндотеция, наличие или отсутствие клеток тапетума в сформированной стенке микроспорангия неодинаковые у разных видов. Выявленные признаки мужских генеративных структур могут быть использованы в определении таксономического статуса видов. Сравнительная эмбриологическая характеристика пыльников в комплексе с другими анатомо-морфологическими признаками растений может решить и некоторые спорные вопросы филогении. Представители подсемейств *Spiraeoideae* и *Rosoideae* в разных системах относят к наиболее архаичным. Это подтверждают и эмбриологические исследования. Так, большое число слоев среднего слоя, свидетельствующее о примитивности вида, имеется у представителей рода *Spiraea*, относящихся к наиболее древним видам *Rosaceae*. Наряду с этим у некоторых спирейных обнаружены прогрессивные черты в строении пыльника – выраженные фиброзные утолщения, облегчающие механизм вскрывания пыльника. Такое несоответствие объясняется явлением гетеробатмии, при которой специализация структур растения в процессе эволюции происходит с неодинаковой скоростью. В итоге у примитивных по внешним морфологическим признакам групп могут встречаться более прогрессивные цитоэмбриологические признаки.

Ключевые слова: пыльник, микроспорангий, *Rosaceae*.

## TAXONSPECIFIC CHARACTERISTICS OF AN ANTHER IN REPRESENTATIVES OF *ROSACEAE* FAMILY

Yandovka L.F.

The Herzen State Pedagogical University of Russia, Saint-Petersburg, e-mail: yandovkaTGU@mail.ru

Specific features of a microsporangium wall of an anther in different tribes of *Spiraeoideae* and *Rosoideae* subfamilies in *Rosaceae* family are studied. The number of layers of a microsporangium wall in species of *Rosaceae* remains constant (an epidermis, an endothecium, a middle layer and a tapetum). However, such features as the shape and the size of each layer of cells, the number of rows of the middle layer of cells, the presence or absence of fibrotic nodules in endothecium cells, the presence or absence of tapetum cells in the developed wall of a microsporangium are unequal in different species. The detected features of male generative structures may be used in the identification of the taxonomic status of species. The comparative embryological characteristics of an anther in combination with other anatomical and morphological features of plants can solve some of the controversial questions of phylogeny. Representatives of *Spiraeoideae* and *Rosoideae* subfamilies in different systems are among the most archaic ones. This is confirmed by embryological studies. Thus, a large number of layers of the middle layer, indicating the primitiveness of a specie, is in *Spiraea* genus, belonging to the most ancient specie of *Rosaceae*. In addition, in some spiraea there are progressive features in the structure of an anther – a pronounced fibrous thickening facilitating the mechanism of an anther opening. This discrepancy is explained by the heterobathy phenomenon at which the specialization of plant structures in the process of evolution takes place at different speeds. As a result, there may be more advanced cytoembryological features in primitive by external morphological characters groups.

Keywords: anther, microsporangium, *Rosaceae*.

Семейство *Rosaceae* - сложная в систематическом отношении группа. Традиционно в семействе выделялось 4 подсемейства: *Rosoideae*, *Spiraeoideae*, *Maloideae* и *Amygdaloideae* (*Prunoideae*). Однако молекулярно-генетические исследования изменили представление о системе этого семейства. В системе *Rosaceae*, опубликованной D. Potter в 2007 году [10], объем

подсемейства *Amygdaloideae* увеличился. Сюда были отнесены подсемейства *Spiraeoideae* и *Maloideae*. Таким образом, положение многих родов в подсемействах *Rosaceae* в системах, основанных на молекулярно-генетических исследованиях, не всегда совпадает с таковым в системах, основанных на анатомо-морфологических признаках. Следует отметить, что спорная ситуация в семействе *Rosaceae* существовала и раньше. Особенно различались взгляды на положение отдельных видов и родов. Например, В.С. Симагин [3-5], занимающийся изучением морфологии косточковых плодовых растений, разделял виды черешни и вишни *Cerasus avium*, *C. vulgaris*, *C. fruticosa* и *Microcerasus tomentosa* по отдельным родам. Цвелев [7] и Камелин [1] выделили *M. tomentosa* в самостоятельный род. В системе Поттера [10], основанной на молекулярно-генетических исследованиях, эти виды отнесены к одному роду *Prunus*.

Для уточнения таксономического статуса родов и видов необходимо привлечение дополнительных, ранее не используемых в систематике растений признаков. Так как мужские генеративные структуры наиболее вариабельны по сравнению с женской сферой, использование их эмбриологических характеристик в качестве диагностических признаков может внести вклад в систематику и филогению родов семейства *Rosaceae*.

#### **Материал и методы исследования**

Объектами исследования были представители наиболее крупных и широко распространенных во флоре Евразии родов двух подсемейств (по: Potter et. al., 2007): наиболее архаичное - *Spiraeoideae* (трибы *Sorbarieae*, *Pyreae*, *Spiraeae*, *Amygdaleae*, *Neillieae*) и *Rosoideae* (трибы *Sanguisorbeae*, *Cohurieae*, *Potentilleae*). Наиболее детально мужские генеративные структуры были изучены у представителей триб *Amygdaleae* и *Spiraeae*. Характеристика пыльников представителей остальных триб дорабатывается.

Строение стенки микроспорангия у исследуемых видов изучали на постоянных микропрепаратах, изготовленных по общепринятой методике [2]. Материал окрашивали гематоксилином по Гейденгайну.

#### **Результаты исследования и их обсуждение**

Изучение стенки микроспорангия проводилось на стадии зрелой пыльцы. Пыльник у изученных видов 4-гнездный, с латрорзным вскрыванием. Стенка микроспорангия развивается по типу однодольных в классификации Davis [9], или центростремительному типу в классификации Терехина и др. [6]: у всех видов клетки парietального слоя, являющиеся производными клеток археспория, делятся периклинально. При этом наружный слой дифференцируется в эндотеций, а клетки внутреннего слоя делятся с образованием среднего слоя и тапетума. Таким образом, в стенке микроспорангия выделяются 4 слоя: эпидерма, эндотеций, средний слой и тапетум [8].

Несмотря на сходный план строения стенки микроспорангия, форма и размеры клеток каждого слоя у разных видов различаются даже в пределах одного рода.

Наименее вариабельными из всех слоев стенки микроспорангия являются клетки

# Сформированная стенка микроспо

## Подсемейство *Spiraeoideae*

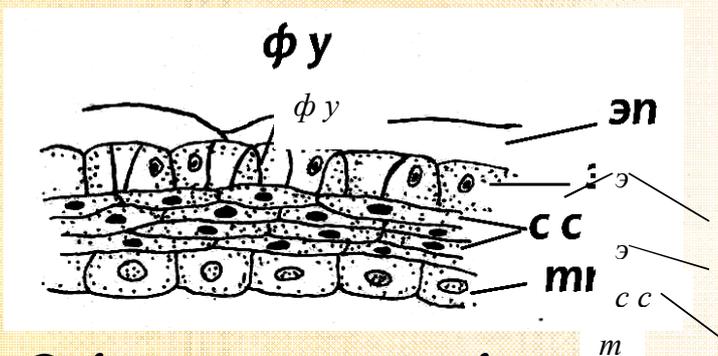
### Триба *Spiraeae*

#### Род *Spiraea*

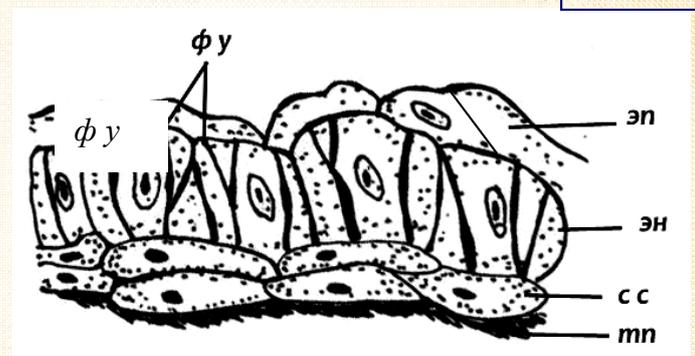
Назва

- D. Ро

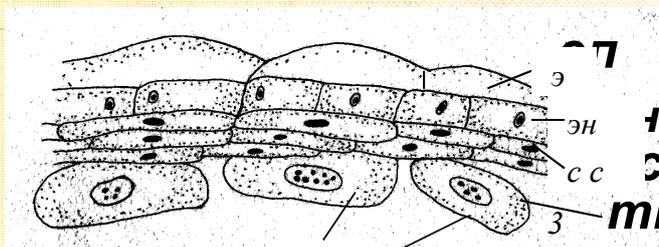
- (Кам



*Spiraea amurensis*  
(*Physocarpus amurensis*)



*Spiraea orbifolia*  
(*Spiraea orbifolia*)



*Spiraea chamaedryfolia*

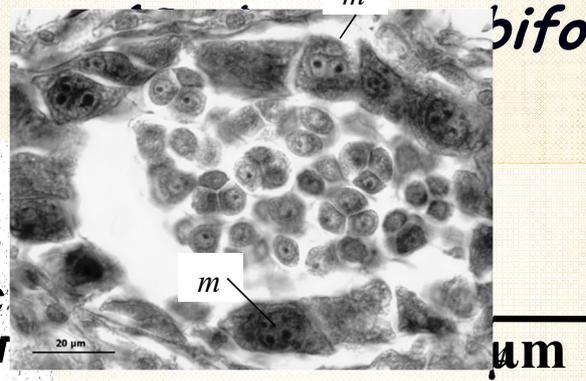


Рис. 1. Стенка зрелого микроспорангия у представителей подсемейства *Spiraeoideae*

1 - *Physocarpus amurensis*, 2 - *Sorbaria sorbifolia*, 3 - *Spiraea chamaedryfolia*; 4 - *Physocarpus amurensis*

э – эпидерма, эн – эндотеций, с с - средний слой, т - тапетум.

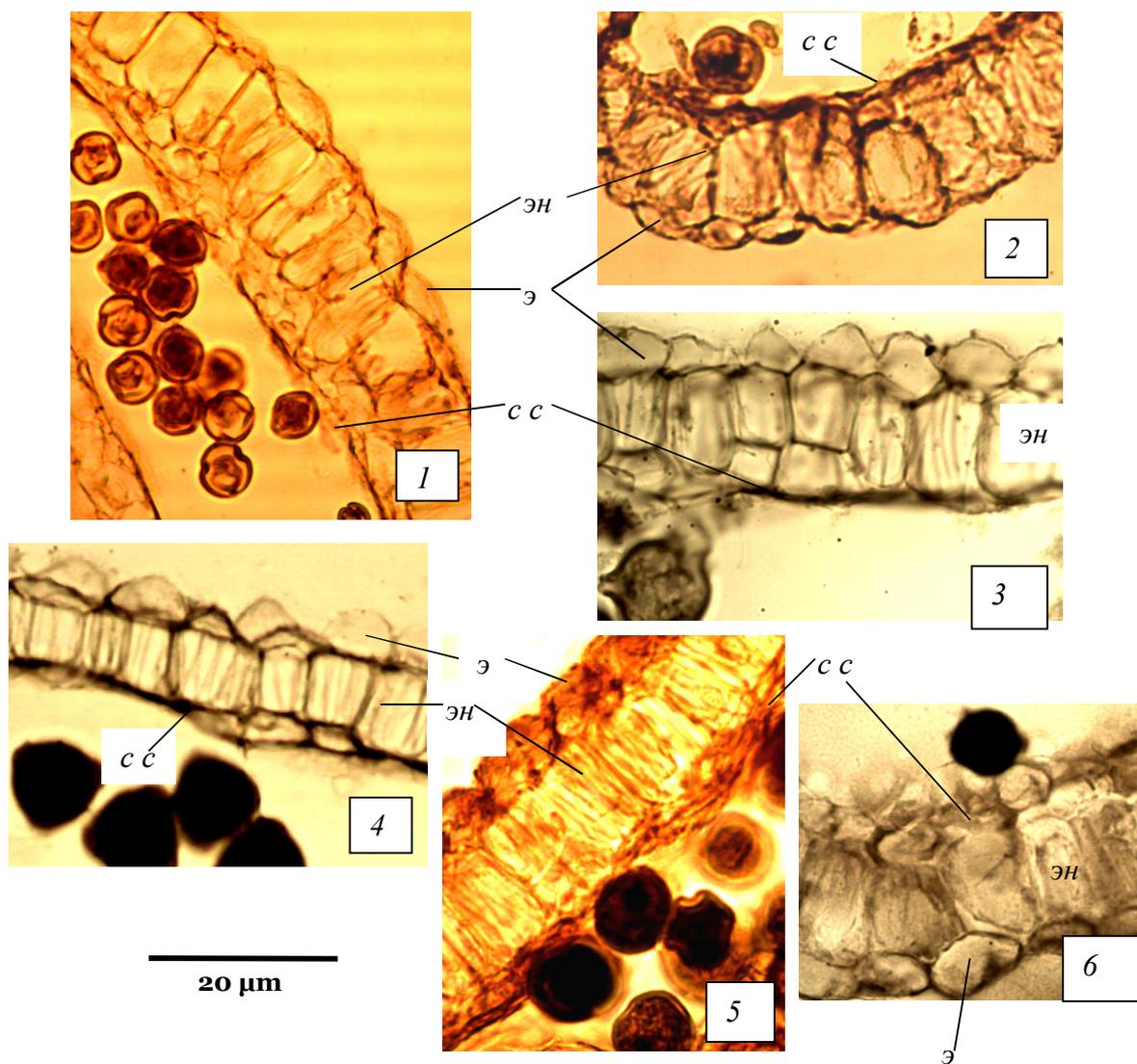


Рис. 2. Стенка зрелого микроспорангия у представителей подсемейства Rosoideae. 1 - *Cerasus vulgaris*, 2 - *C. fruticosa*, 3 - *Amygdalus nana*, 4 - *Microcerasus tomentosa*, 5, 6 - *Cerasus avium*; э - эпидерма; эн - эндотеций; с с - средний слой

У видов более всего различаются клетки эндотеция. На начальных стадиях развития пыльника в клетках эндотеция образуются мелкие вакуоли, ядро занимает центральное положение. Постепенно вакуоли объединяются, и ядро смещается к внутренней тангентальной стенке. В клеточных стенках эндотеция у всех видов имеются фиброзные утолщения. Они позволяют пыльнику вскрываться продольными щелями в области стомиума. Толщина

фиброзных поясков неодинаковая. Например, у *Sorbaria sorbifolia* и *Physocarpus amurensis* фиброзные утолщения значительные – в виде большой капли (рис. 1, 1, 2). У многих других видов *Rosaceae* фиброзные утолщения небольшие или вообще не видны.

Сильно варьируют форма и размеры клеток эндотеция. Например, у *C. avium* в зрелом пыльнике клетки эндотеция вытянуты в высоту, широкие, с ровными очертаниями (рис. 2, 5, 6). В то же время, у *A. nana* клетки напоминают многоугольники, неправильной формы (рис. 2, 3). У части видов, характеризующихся крупными клетками эндотеция, некоторые его клетки дополнительно делятся. В этих местах эндотеций становится дву- или трехрядным. Поделившиеся клетки впоследствии не увеличиваются.

*Средний слой.* В начале формирования стенки микроспорангия в среднем слое один ряд клеток. Затем за счет периклиналиных делений число рядов увеличивается. Деления клеток среднего слоя неупорядоченные, поэтому в стенке одного микроспорангия можно наблюдать в разных местах неодинаковое число рядов клеток – 1-5 с дистальной стороны микроспорангия и 2-7 рядов – с латеральных сторон. Ко времени образования зрелой пыльцы клетки среднего слоя сильно сжимаются и сминаются. Из-за этого на срезах пыльника иногда сложно подсчитать число их рядов. У представителей разных видов количество средних слоев разное. Например, на стадии тетрад микроспор у *Physocarpus* мы наблюдали 3-4 слоя, *Sorbaria* 2 слоя, *Spiraea* – 2-3 слоя (рис. 1, 1-3), *M. tomentosa* - 2, *C. avium* – 3 слоя (рис. 2, 4-6).

*Тапетум,* который идет на питание развивающихся микроспор, однорядный у всех изученных видов, клеточный, без реорганизации. У *Spiraea* и *Physocarpus* клетки тапетума расходуются постепенно, видны даже на стадии зрелой пыльцы (рис. 1, 3, 4). В то же время, у *Sorbaria*, *Cerasus*, *Amygdalus* и др. в зрелом пыльнике тапетум полностью расходует (рис. 2, 1-6).

Таким образом, у представителей двух изученных триб семейства *Rosaceae* форма и размеры клеток слоев стенки микроспорангия сильно варьируют. Эти признаки могут быть использованы в систематике растений *Rosaceae*. Сравнительная эмбриологическая характеристика пыльников разных видов в комплексе с другими анатомо-морфологическими признаками растений может решить и некоторые спорные вопросы филогении. Представители подсемейств *Spiraeoideae* и *Rosoideae* в разных системах относят к наиболее архаичным группам, из которых спирейные считают наиболее древними. Это подтверждают и данные нашего эмбриологического исследования. Так, большое число слоев среднего слоя свидетельствует о примитивности вида. Наибольшее число слоев среднего слоя имеется у видов *Spiraea*. Наличие выраженных фиброзных утолщений в стенках клеток эндотеция, скорее всего, следует отнести к прогрессивному признаку. Фиброзные утолщения облегчают механизм вскрывания пыльника, доступ опылителей. Следует отметить, что выраженные

фиброзные утолщения мы наблюдали у *S.sorbifolia* и *Physocarpus amurensis*, отнесенных к наиболее архаичной группе. Такое несоответствие объясняется явлением гетеробатмии, при которой специализация структур растения в процессе эволюции происходит с неодинаковой скоростью. В итоге у примитивных по внешним морфологическим признакам групп могут встречаться более прогрессивные цитоэмбриологические признаки. В этом случае для решения вопросов филогении требуется привлечение большего числа признаков.

### **Заключение**

Результаты проведенного исследования показывают, что для уточнения таксономического статуса и филогении представителей видов *Rosaceae* следует привлекать эмбриологические характеристики мужских генеративных структур. Таксоноспецифичными признаками пыльника являются число рядов клеток среднего слоя, форма и размеры клеток эндотеция, наличие или отсутствие фиброзных утолщений в клетках эндотеция, присутствие клеток тапетума в сформированной стенке микроспорангия.

### **Список литературы**

1. Камелин Р.В. Розоцветные (*Rosaceae*). - Барнаул, 2006. - 100 с.
2. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1974. – 288 с.
3. Симагин В.С. Полиморфизм вишни кустарниковой // Бюлл. ГБС. – 1975. - Вып. 97. - С. 36-43.
4. Симагин В.С. Формовое разнообразие, биология цветения и плодоношения вишни кустарниковой в лесостепи среднего Приобья: Автореф. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1978. - 24 с.
5. Симагин В.С. О положении черешни (*Cerasus avium*) в системе рода *Cerasus* Mill. (*Rosaceae*) // Бот. журн. – 1997. – Т. 82. - № 2. – С. 82-85.
6. Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции // Бот. журн. - 1993. - Т. 78. - № 6. - С. 16—24.
7. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб, 2000. - С. 460-461.
8. Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*) / Л.Ф.Яндовка // Бот. журн. - 2011. - Т. 96. - № 1. - С. 62-75.
9. Davis G.L. Systematic embryology of angiosperms. - New-York, 1966. - 528 p.

10. Potter D., Eriksson T., Evans R. Phylogeny and classification of *Rosaceae* // Plant Systematics and Evolution. - 2007. - N 266. - P. 5–43.